BEITRAG ZUR KENNTNIS DER KERNVERHÄLTNISSE VON ALBUGO CANDIDA UND PERONOSPORA FICARIAE

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

GENEHMIGT

VON DER PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT

DER

FRIEDRICH-WILHELMS-UNIVERSITÄT ZU BERLIN

VON

FRITZ KRÜGER

aus Charlottenburg.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.
1910.

169

BEITRAG ZUR KENNTNIS DER KERNVERHÄLTNISSE VON ALBUGO CANDIDA UND PERONOSPORA FICARIAE

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

GENEHMIGT

VON DER PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT

DER

FRIEDRICH-WILHELMS-UNIVERSITÄT ZU BERLIN

VON

FRITZ KRÜGER

aus Charlottenburg.

AGAD. LAND. BIBL.

Tag der Promotion: 15. Juni 1910.

Referenten:
Professor Dr. S. Schwendener
Professor Dr. A. Engler

Sonderdruck aus dem Centralblatt für Bakteriologie, Parasitenkunde und Infektionskrankheiten. II. Abt. 1910. Bd. 27. Heft 4/8.

VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA
1910.

Meinen Eltern.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41533914_0132

Einleitung.

Auf Grund der letzten Arbeiten über Peronosporineae (Stevens 1901, Ruhland 1902, Rosenberg 1903, Stevens 1904) neigt man heute zu der Ansicht, daß im Entwicklungsgange dieser Pilzgattung eine Reduktion der chromatischen Substanz vor der Befruchtung stattfindet. In jüngster Zeit sind jedoch einige Abhandlungen erschienen, die zu einer anderen Auffassung nötigen und die eine Nachprüfung der Frage nach der Reduktionsteilung bei den Peronosporineae als wünschenswert erscheinen lassen.

Einmal ist in der naheverwandten Familie der Saprolegniaceae durch Claussen (1908) für Saprolegnia monoica und von Mücke (1908) für Achlya polyandra de Bary nachgewiesen, daß hier eine Reduktion vor der Befruchtung nicht stattfindet. Nach unserer heutigen Kenntnis erfolgt die Reduktion der Chromosome stets durch zwei kurz aufeinanderfolgende Teilungen. Es ließ sich aber überhaupt nur eine Kernteilung während der Oogonentwicklung feststellen. Außerdem sind von Claussen (1908) einige Anhaltspunkte gefunden worden, die für Saprolegnia monoica eine Chromosomenreduktion bei der Keimung der Oospore wahrscheinlich machen.

Endlich ist durch Claussen (1907) der Nachweis erbracht worden, daß eine verzögerte Kernverschmelzung, die bisher unter den Pilzen nur bei den Oomyceten und Uredineen beobachtet war, ebenfalls bei den Ascomyceten vorhanden ist. Bei Pyronema confluens tritt nach dem Einwandern der männlichen Kerne ins Ascogon niemals eine sofortige Verschmelzung ein, wie Harper (1900) angegeben hatte, sondern die Kerne paaren sich, wandern in die inzwischen gebildeten ascogenen Hyphen ein und teilen sich konjugiert. Erst Abkömmlinge der ursprünglichen Gametenkerne vereinigen sich später zum primären Ascuskern. Dieser muß demnach diploidisch sein. Die nach einiger Zeit folgenden beiden Teilungen des primären Ascuskernes vollziehen die Reduktion der Chromosomen auf die normale Zahl.

Aus den angeführten Gründen ist eine Neuuntersuchung der Entwicklungsvorgänge bei einigen Peronosporineae besonders mit Rücksicht auf die Reduktionsfrage gerechtfertigt.

Bei näherem Eingehen auf die neuere Peronosporeen-Literatur zeigt sich bald, daß von keinem Bearbeiter eine sichere Grundlage für die Annahme einer praesexualen Reduktion geschaffen worden ist. In keiner Arbeit ist die Reduktionsteilung selbst nachgewiesen worden. Die Hauptstütze für jene Annahme ist das Vorhandensein von zwei Kernteilungen in der Oogon- und Antheridiumentwicklung, die ja nach unserer jetzigen Anschauung zur Reduktion notwendig sind. So fanden zwei Kernteilungen im Laufe der Oogonbildung: Stevens (1899) bei Albugo Bliti und (1901) bei A. Portulacae, A. Tragopogonis und A.

candida, Ruhland (1902) für A. Lepigoni (für Sclerospora graminicola und Plasmopara densa gibt Ruhland (1902) mehr als zwei Karyokinesen an), ferner Rosenberg (1903) bei Plasmopara alpina und endlich Stevens (1904) bei A. Ipomoeae Panduranae. Auf Grund von Unterschieden im Aussehen der chromatischen Substanz der Kernspindeln sind sowohl die erste Teilung wie die zweite Teilung als Reduktionsteilung angesprochen worden. Stevens (A. Bliti 1899) will die erste Teilung für eine Reduktionsteilung halten, Ruhland (1903) meint, daß bei A. Lepigoni viel eher die zweite in Betracht komme. Rosenberg (1903) schließlich glaubt, auf Grund eines dem Synapsisstadium der höheren Pflanzen ähnlichen Kernbildes, daß bei Plasmopara alpina beide Teilungen wie bei der Tetradenbildung der höheren Pflanzen an der Reduktion beteiligt sind. Beachtenswert ist, daß Ruhland (1903) ähnlich zu deutende Stadien für Plasmopara densa nicht aufgefunden hat.

Demgegenüber haben wir eine Reihe von Angaben, nach denen überhaupt nur eine Kernteilung im Laufe der Sexualorganentwicklung auftritt. Trotzdem ist Wager (1900) für Peronospora parasitica geneigt, wohl beeinflußt durch Stevens' Arbeit (1899), diese eine Teilung als Reduktionsteilung anzusehen, obgleich er in einer vorhergehenden Abhandlung (1896) über Albugo candida, wo er ebenfalls nur eine Teilung feststellen konnte, diese als normal bezeichnet. Nur eine Kernteilung fand auch Davis (1900) bei der Nachprüfung von Wagers Ergebnis (1896), also im Gegensatz zu dem erwähnten von Stevens (1901). Ferner geben eine Teilung an: Berlese (1898) bei Albugo Portulacae (?), Peronospora Ficariae und P. parasitica; die beiden Bearbeiter der Gattung Pythium: Trow (1901) und Miyake (1901); Ruhland (1903) für Peronospora Alsinearum, P. affinis, P. Violae und Stevens (1902) bei Sclerospora graminicola. Bei derselben Form hat Ruhland (1903) mehr als zwei Karyokinesen im Oogon bemerkt.

Von den eben angegebenen Arbeiten muß besonders auf die von Wager (1896) und Berlese (1898) hingewiesen werden. Da Wager im Antheridium und Oogonium von Albugo candida nur eine Teilung gefunden hatte, die den Charakter einer typischen Mitose zeigte, so nahm er auch an, daß die hieraus hervorgegangenen beiden männlichen und weiblichen Gameten eine normale Chromosomenzahl hätten, daß demnach der aus ihrer Verschmelzung entstandene primäre Oosporenkern die doppelte Menge besäße. Dieser soll fünf Äquationsteilungen durchmachen, wodurch alle 32 Kerne der Oospore dieselbe Chromosomenzahl wie der Zygotenkern erhielten, also diploid wären. Wager nimmt an, daß die Reduktion erst im Frühjahr erfolge, wenn bei der Oosporenkeimung aus jedem Kern — nach seiner Vermutung — vier Zoosporen hervorgingen. An dieser Stelle will sie Berlese tatsächlich festgestellt haben.

Erwägungen auf Grund der Befunde bei Saprolegnia monoica (Claussen 1908) machen es jedoch viel wahrscheinlicher, daß die Reduktion sogleich durch die ersten Teilungsschritte des primären Oosporenkerns vollzogen wird.

Claussen's Versuche, die Reduktion bei Saprolegnia monoica nachzuweisen, scheiterten daran, daß es ihm nicht gelang, eine zur cytologischen Untersuchung genügende Anzahl von Oosporen zur Kei-

mung zu bringen. Um diesen Schwierigkeiten zu entgehen, wurden zu meinen Untersuchungen solche Peronosporeen ausgewählt, die noch innerhalb der lebenden Wirtspflanze mehrkernig werden oder, wie man wohl auch sagen kann, deren Keimung noch innerhalb der lebenden Wirtspflanze erfolgt, die also mit vielkernigen Oosporen überwintern. Als solche waren aus früheren Arbeiten Albugo candida und Peronospora Ficariae bekannt. Die erste Form ist dreimal behandelt worden, und zwar stehen den Angaben von Wager (1896) und Davis (1900) über eine Teilung im Laufe der Oogonentwicklung die von Stevens (1900) über zwei Teilungen gegenüber. Peronospora Ficariae ist in Berlese's Arbeit nur flüchtig angeführt.

Technisches.

Albugo candida war bei Finkenkrug (unweit Spandau an der Bahn Berlin-Hamburg) auf Raphanus Raphanistrum im Herbst 1908 gesammelt worden. Das Material von Peronospora Ficariae stammte aus Blankenburg bei Berlin, wo es auf Ranunculus repens Ende Mai und Mitte Juni 1909 gefunden wurde. Die infizierten Blätter waren leicht kenntlich an einer grauweißen Farbe der Unterseite, die von den Konidienpolstern des Pilzes herrührt.

Vor dem Abtöten wurde das Material auf seine Entwicklungsstadien mikroskopisch untersucht. Als Fixierungsmittel für A. candida dienten Chromessigsäure und die Fixierungsflüssigkeiten nach Merkel, Carnoy, Flemming und Juel. Die besten Resultate gaben Chromessigsäure (24 Stunden Einwirkung) und Juel' sche Flüssigkeit (24 Stunden Einwirkung). Für P. Ficariae wurde nur Chromessigsäure benutzt. Osmiumsäure erwies sich wegen der Schwärzung der Schnitte als ungeeignet, da Versuche, das metallische Osmium durch Wasserstoffsuperoxyd oder Chromsäure zu oxydieren, kein rechtes Ergebnis hatten.

Das Juel-Material wurde in der üblichen Weise nach mehrmaligem Auswaschen mit 50%igem Alkohol durch die bekannten Alkohol- und Xylolstufen in Abständen von mindestens zwei Stunden allmählich in Paraffin vom Schmelzpunkt 54° übergeführt, um darin über einen Monat im Ofen bei der Temperatur von ca. 58° zu verweilen. Das mit Chromessigsäure getötete Material wurde zwei bis drei Tage in fließendem Wasser ausgewaschen und darauf nach Überführung in 25-, 30%igem usw. Alkohol in der gleichen Weise eingebettet. Die Schnittdicke betrug stets 5 μ.

Die besten Präparate ergab für A. candida das mit Juel'scher Flüssigkeit getötete Material in Verbindung mit Hämatoxylin-Eisenalaunfärbung nach Heidenhain. Für P. Ficariae lieferte die gleiche Färbmethode beim Chromessigsäure-Material bessere Bilder. Das Flemming'sche Dreifarbenverfahren, das die früheren Bearbeiter von Peronosporeen ausschließlich angewendet haben, lieferte in Verbindung mit Chromessigsäure bei weitem nicht so sichere Resultate, so daß es fast nur als Vergleichsfärbung benutzt wurde. Ich möchte hervorheben, daß kurze Färbzeiten von 5 bis höchstens 15 Minuten beim Heidenhain-Verfahren sich als vorteilhaft erwiesen. Im allgemeinen betrug die Zeit der Beizung in 3%igem Eisenalaun 4 Minuten, der Färbung in Hämatoxylin 5 Minuten, darauf erfolgte Differenzierung in 1,5%igem Eisenalaun nach Bedarf. Eine kurze Nachfärbung mit Eosin-Nelkenöl (1 Minute) wurde in den

meisten Fällen vorgenommen. Gute Färbzeiten für das Dreifarbenverfahren waren folgende: Saffranin 15 Minuten, Gentianaviolett 1,5 Minuten, Orange-G-Nelkenöl 30—60 Sekunden. Hiernach wurden die Präparate in der bekannten Weise in Canadabalsam eingebettet.

Untersuchung von Albugo candida.

Die frühesten Zustände der Entwicklung von Albugo candida weichen nach meiner Untersuchung nicht von den für andere Peronosporeen beschriebenen ab. Das Ende einer mehrkernigen vegetativen Hyphe schwillt innerhalb des Zellgewebes der Wirtspflanze keulenförmig an. Zusammen mit dem Plasma gelangen eine Anzahl Kerne in das sich immer mehr abrundende Oogon, das sich darauf durch eine Querwand vom Mycel abtrennt. Ähnlich entsteht etwas unterhalb durch Ausbauchung einer Hyphe das ebenfalls vielkernige Antheridium, das sich eng an das Oogon anlegt.

Einen Schnitt durch eine wenig ältere Anlage gibt uns Fig. 1. In dem mit Vakuolen ziemlich gleichmäßig erfüllten Plasma des Oogons sind die Kerne unregelmäßig verteilt; das Antheridium zeigt ein dichteres Plasma. In betreff der Kerne, die im Antheridium wie im Oogon gleich aussehen, ist folgendes zu bemerken: sie sind beträchtlich größer als die Mycelkerne und kugelig, Membran und Nucleolus sind deutlich sichtbar. Die chromatische Substanz erscheint in Form kleiner, durch feine Fäden verbundene Körper, die wohl als Chromosomen anzusprechen sind. Ihre Anzahl wird von Wager (1896), Davis (1900) und Stevens (1901) auf 12—16 angegeben. Nach einer Reihe von Zählungen halte ich 16 für die wahrscheinlichste Zahl. Die Chromosomen unterscheiden sich vom Nucleolus durch ihre geringere Größe und durch eine dunklere Färbung bei Anwendung von Heidenhain's Hämatoxylin.

Während vorläufig im Antheridium keine Veränderung zu bemerken ist, beginnt im Oogon der Differenzierungsprozeß, in dessen Verlauf aus dem Oogon ein zentral liegendes Ei und ein hohlkugeliges Außenplasma hervorgeht. Diese Entwicklung sei noch genauer erläutert. Zuerst beachtet man eine Anhäufung von dichtem, weniger vakuoligem Plasma in der Mitte des Oogons (Fig. 2), während gleichzeitig auffallende Änderungen in einigen Oogonkernen auftreten. Sie nehmen spindelförmige Gestalten an, wie sie in Fig. 2, a, b wiedergegeben sind. An den Spitzen der Spindeln sieht man je einen dunkel gefärbten Körper, mit den Chromosomen scheint eine Wanderung mehr nach der Kernmitte vor sich zu gehen, der Nucleolus ist noch vorhanden.

Ähnliche Vorgänge im Kern sind bisher für A. candida nicht beschrieben worden, werden dagegen bei A. Bliti erwähnt, wo sie Stevens (1899) als Prophasen der Teilung deutet. Diese Erklärung trifft ebenfalls für A. candida zu, da die Kerne unmittelbar darauf zur Spindelbildung übergehen. Die beiden an den Spitzen liegenden Körper halte ich mit Stevens für Zentrosomen. Sie behalten von nun ab ihre Lage bei und sind besonders gut später an den Spindelpolen zu erkennen.

Ich möchte hierbei anführen, daß es mir gelungen ist, zum erstenmal bei den Peronosporeen das Vorhandensein eines Zentrosoms im ruhenden Kern nachzuweisen; und zwar in den Kernen der Konidien von A. candida. Fig. 18 a, b zeigt uns eine solche mehrkernige Konidie im Querschnitt. Jeder Kern hat deutlich die charakteristische birnförmige Gestalt

mit dem Zentrosom an der Spitze, die auffallend oft der Membran zugekehrt ist. Vom Zentralkörper ausgehende Strahlungen habe ich bei meinen nach Heidenhain gefärbten Präparaten niemals beobachtet. Ein Zentrosom ist wohl auch in den ruhenden Oogon- und Antheridienkernen anzunehmen, läßt sich jedoch nicht nachweisen, wohl deshalb, weil es von den Chromosomen nicht zu unterscheiden ist.

Inzwischen schreitet der Differenzierungsvorgang weiter. Die Oosphäre hebt sich durch ihr ziemlich gleichmäßig mit kleinen Vakuolen erfülltes Plasma von dem groß-vakuoligen Außenplasma immer deutlicher ab. Die jetzt von der Hauptmasse des Oogonplasmas gebildete Eikugel ist also nur durch Plasmafäden mit der Oogonwand in Verbindung. Sämtliche Kerne haben währenddessen mehr und mehr typische Spindelform angenommen, so daß sie bald von echten Mitosen im Äquatorialstadium nicht mehr zu unterscheiden sind. Gleichzeitig mit diesen Vorgängen im Plasma sind die Kerne fast alle aus dem Innen- und Außenplasma in eine dichtere Plasmaschicht zwischen beiden eingewandert. Man hat versucht, diese Wanderung dadurch zu erklären, daß durch das Auftreten und Größerwerden der Vakuolen die Kerne gewissermaßen hinausgedrängt werden. Dies läßt sich für das Außenplasma rechtfertigen, aber nicht für das Eiplasma, denn hier ist nur eine Abnahme in der Größe der Vakuolen zu bemerken.

Fig. 3 zeigt den beendeten Differenzierungsvorgang: Peri- und Ooplasma sind gut unterschieden. In der zwischen beiden liegenden dichteren Plasmaschicht befinden sich die meisten Kerne, jetzt bereits in Anaphase. Sie sind im allgemeinen im dichten Plasmaring, doch nicht selten auch innerhalb und außerhalb des Ringes in den Plasmasträngen zu finden, welche die Verbindung mit der Oogonwand herstellen. Ruhende Kerne kommen in diesen Stadien nicht mehr vor, alle Kerne sind in Teilung begriffen. Man kann leicht jede Zwischenstufe von der eben begonnenen bis zur beendeten Teilung im selben Oogon beobachten, ein Beweis dafür, daß der Teilungsvorgang durchaus nicht für alle Kerne gleichzeitig verläuft.

In diesem Entwicklungszustand ist zum ersten Male das „Coenozentrum“ sichtbar, nach meiner Meinung eine zentrale Kugel aus dichterem Plasma, die bei Präparaten, die mit Juel'scher Flüssigkeit fixiert und nach Heidenhain's Verfahren gefärbt wurden, dieselbe Beschaffenheit zeigt, wie die zwischen Oo- und Periplasma liegende Schicht. Irgendwelche Strahlungen, die davon ausgehen (Ruhland 1903) oder Tatsachen, die auf eine Funktion dieses „Coenozentrums“ hinweisen (Stevens, Ruhland, Wager 1900) wurden niemals bemerkt. Eine von Stevens (1901) beschriebene, in der Mitte liegende schwarze Kugel wurde in gut differenzierten Schnitten nicht gefunden, jegliche Einschlüsse fehlten. Selten wandern sämtliche Kerne in die dichte Plasmaschicht ein. Oft kommt es vor, daß einige im Ooplasma zurückbleiben und dort die Teilung durchmachen. Sie liegen dann in der Nähe des Zentralplasmas und können häufig mit einem Spindelpol darin stecken. Wir erhalten so Bilder, wie sie Stevens (1901) Fig. 14 und meine Abbildung 4 wiedergeben. Zu beachten ist, daß die peripheren Kerne zum Teil weiter in der Teilung vorgeschritten sind.

Dieser Unterschied kann so weit gehen, daß man zuweilen nur bei Berücksichtigung aller Schnitte durch ein Oogon im Außenplasma einige Telophasen findet, wohingegen die am Zentralplasma befindlichen Kerne kaum das Äquatorialstadium beendigt haben. Man kann manchmal Oogonbilder sehen, die nur Spindeln im Ooplasma zeigen, während alle Außenkerne be-

reits in Ruhe sind, und diese Schnitte erwecken den Eindruck, als ob die Innenkerne schon eine zweite Teilung beginnen, ehe die erste tatsächlich ganz vollendet ist.

Einen Querschnitt durch ein Oogon nach Beendigung der Teilung zeigt uns Fig. 5. Die Zahl der Kerne ist bedeutend größer als früher, sie sind jetzt aber kleiner und lassen Einzelheiten nicht mehr gut erkennen. Die Kerne am Zentralplasma haben dasselbe Aussehen, wie die außerhalb des Eiplasmas liegenden. Die das Ooplasma umgebende Plasmaschicht läßt sich nicht mehr nachweisen. Die Lage der Außenkerne ist sehr unregelmäßig: sie sind sowohl in den Strängen des Periplasmas, als auch im Plasma an der Oogonwand zu finden und meist in Gruppen vereinigt.

In diesem Zustande ist nach meinen Beobachtungen das Oogon zur Befruchtung reif. In Übereinstimmung mit Wager (1896) und Davis (1900) und im Gegensatz zu Stevens (1901) ist von mir nur eine Teilung sämtlicher Oogonkerne festgestellt worden.

Ein wenig später als im Oogon hat sich im Antheridium eine Teilung aller Kerne vollzogen (Fig. 6). In der Art und Weise der Kernteilung habe ich keinen Unterschied gegenüber der im Oogonium entdecken können. Die nachfolgenden Bemerkungen gelten daher für die Oogon- und Antheridienkerne gemeinsam, abgesehen davon, daß die als Prophasen gedeuteten Vorgänge an den Oogonkernen bei den männlichen Kernen nicht beobachtet worden sind. Die Spindeln sind intranuclear, was besonders bei Anwendung des Flemming'schen Dreifarbenverfahrens hervortritt. Sie zeigen in Hämatoxylin- und Saffranin-Präparaten die als Zentrosomen gedeuteten dunklen Körper an den Polen, von denen ebenfalls gut sichtbare Fäden ausgehen. In der Metaphase sind alle Chromosomen zu einer dichten Äquatorialplatte angeordnet, die Einzelheiten nicht erkennen läßt; wohl aber ist in der Anaphase das Auseinanderrücken der Chromatinmassen schön zu sehen; die Chromosomen wandern auf beiden Seiten gleichzeitig nach den Polen. Am Ende der Teilung sieht man die einzelnen Chromosomengruppen beträchtlich weit von einander. Zwischen ihnen ist ein hellerer Raum entstanden, in dem Reste der Zentralspindelfasern noch lange sichtbar sind. Das Schicksal der Zentrosomen und des Nucleolus konnte nicht verfolgt werden, doch wurde in einigen Fällen der Nucleolus während der Telophase in dem erwähnten hellen Raum gefunden.

Nichts spricht dafür, daß etwa durch diese Teilung eine Chromosomenreduktion erfolgt, sondern alles deutet auf eine normale Natur dieser Karyokinese hin. Genaue Beweise, etwa durch Zählen der Chromosomen in der Metaphase, gestattet die Kleinheit des Objektes nicht. Noch während der Kernteilungen dringt vom Antheridium ein Befruchtungsschlauch vor, nachdem vorher die Oogonwand durchbrochen ist. Neues über diese Vorgänge kann ich nicht berichten. Wahrscheinlich tritt nur ein Spermakern mit Hilfe des Schlauches ins Ei über, das sich darauf durch eine dünne Haut vom Periplasma trennt (Fig. 7). Obwohl mehrere Kerne im Ei am Zentralplasma liegen, betätigt sich stets nur ein einziger als weiblicher Kern. Die andern wandern vermutlich vor Bildung der Haut aus. Nur in einem einzigen Falle habe ich zwei weibliche Kerne im Ei beobachten können, deren jeder mit einem männlichen Kern gepaart war. In der Regel sieht man zwei Kerne, die beiden Gametenkerne, am Zentralplasma liegen, die sich in bezug auf ihre Größe kaum unterscheiden. Sie wachsen allmählich unter Zunahme der chromatischen Substanz, wodurch sie sich von den im

Periplasma eingebetteten Kernen, die jetzt als Bläschen mit wenigen Chromatinpunkten erscheinen, mehr und mehr abheben. Allmählich rücken die beiden Gametenkerne einander näher und berühren sich schließlich (Fig. 8). Der dadurch geschaffene paarige Zustand muß recht lange dauern, denn es werden sehr häufig beide Kerne im Zentralplasma eingebettet angetroffen. Unterdessen wird die anfangs recht zarte Haut der Oosphäre stärker. Sobald sie eine gewisse Dicke erreicht hat, beginnen die gepaarten Kerne zu verschmelzen (Fig. 9). Ihre Membran löst sich an der Berührungsstelle auf, so daß beide Kerne unter Abrundung sich zu einem großen Oosporenkern vereinigen.

Die Außenkerne sind bis jetzt erkennbar, doch von nun ab treten Erscheinungen auf, die auf eine allmähliche Degeneration hindeuten. Gleichzeitig scheint das Außenplasma abzusterben. Auch das Zentralplasma wird immer undeutlicher und verschwindet bald ganz, so daß die Oospore von einem gleichmäßigen, feinfädigen Plasma mit größeren und kleineren Vakuolen erfüllt ist.

In der Oosporen-Mitte liegt der Kern, der Farbstoff reichlich aufnimmt. Besonders in den jungen Oosporen, die daran zu erkennen sind, daß das Zentralplasma noch nicht ganz geschwunden ist, fällt einem der Reichtum des Kerns an chromatischer Substanz gegenüber dem der jungen Oogonkerne (Fig. 10) auf. Der Kern ist gänzlich mit Chromatin erfüllt und gestattet dadurch kein näheres Eingehen auf seinen Bau. Erst ältere Oosporen, in denen keine Reste des Zentralplasmas mehr wahrzunehmen sind, lassen Einzelheiten der Struktur des Kerns erkennen (Fig. 11). Er zeigt eine Anzahl von großen Chromatinkörpern, die untereinander durch feine Fäden verbunden sind. Ein Nucleolus ließ sich jedoch nicht unterscheiden. Die Körnchen sind größer als die Chromosomen der Oogonkerne und in einer Anzahl von 14—16 vorhanden. Manchmal liegen sie perlschnurartig hintereinander, nur durch Fäden verbunden. Da einkernige Oosporen zu den am häufigsten beobachteten Entwicklungsstufen gehören, so ist anzunehmen, daß längere Zeit vergeht, ehe der primäre Oosporenkern zur Teilung schreitet.

Die Beobachtung der Vorgänge in der älteren Oospore, vor allem der Kernteilungsvorgänge, ist mit großen Schwierigkeiten verknüpft. Die Sporenmembran hat sich immer mehr verdickt und leistet dem Eindringen des Fixierungsmittels und mehr noch bei der Einbettung dem des Paraffins großen Widerstand. Viele Oosporenschnitte zerreißen bei ihrer Herstellung. Infolgedessen bekommt man selbst in einer großen Zahl von Präparaten nur wenig gute Kernteilungsfiguren zu Gesicht.

Einige Male wurde die erste Kernteilung beobachtet. Die Figuren 12 und 13 stellen sie dar. Die in Fig. 12 und 13 abgebildeten Spindeln sind im Vergleich zu denen im jungen Oogon auffallend lang gestreckt und groß. An ihren Enden sieht man dunkle kleine Körper, wohl Zentrosomen. Im Äquator der Spindel liegen die Chromosomen nicht so regelmäßig angeordnet wie bei den Spindeln der Oogonkerne. Man vergleiche Fig. 3 und 4 mit Fig. 12 und 13. Die Spindel der Fig. 12 liegt nicht vertikal zur Sehachse, sondern etwas gegen sie geneigt.

Die Zahl der Chromosomen ließ sich nicht feststellen. Die Kernteilungs-Figuren sind zu klein, und die Chromosomen liegen so dicht beieinander, daß sie sich teilweise decken. Späte Metaphasen der Teilung beobachtete ich nicht. Bei ihnen wäre eine annähernde Feststellung der Chromosomen-

zahl, wenn man über die genügende Anzahl von Kernteilungsbildern verfügte, allenfalls möglich.

Eine sichere Entscheidung, ob die erste Teilung in der Oospore heterotypisch ist, kann ich auf Grund meiner Beobachtungen nicht fällen. Hinweisen möchte ich aber auf die Ähnlichkeit der ersten Spindel in der Oospore mit der ersten im Ascus der Discomyceten. Man vergleiche meine Figuren mit denen Guilliermond's (1905, Tafel 10, Fig, 13. 14. Tafel 12, Fig. 101—107).

Der Ruhezustand der Kerne (Fig. 14) in der zweikernigen Oospore dauert offenbar nicht lange. Die Kerne treten bald in Teilung ein. Es entstehen Spindeln, die der ersten in der Oospore ähnlich, aber kleiner als sie sind (Fig. 15). Die vier Tochterkerne (drei sind in Fig. 16 abgebildet) teilen sich simultan weiter, und wir erhalten eine achtkernige Oospore (Fig. 17 [7 Kerne von den vorhandenen 8 sind gezeichnet]).

Es bleibt jetzt nur noch übrig, einiges über ältere Oosporen zu sagen, von denen ich die besten Bilder in Präparaten erhielt, die mit Chromessigsäure fixiert und nach Flemming's Verfahren gefärbt waren. Das höckerige Epispor nimmt gierig Gentianaviolett auf und hebt sich von dem ungefärbten, im Querschnitt eine eigentümliche Streifung zeigenden Exospor scharf ab (Fig. 17). Recht häufig ist der ebenfalls mit Epi- und Exospor umgebene Rest des Befruchtungsschlauches zu erblicken (Wager 1896, Fig. 27). Innerhalb der Oospore befindet sich ein größerer Öltropfen, um ihn herum ein Plasmaschlauch, dessen Plasma keine Vakuolen, dagegen sehr viele sich färbende Einschlüsse zeigt. In das Plasma eingebettet liegen die Oosporenkerne, die in Gestalt und Größe viel Ähnlichkeit mit denen des Oogons besitzen. Ihr Nucleolus tritt durch Saffranin deutlich als roter Körper gegenüber den etwas dunkleren Chromosomen hervor. Deren Zahl ist die gleiche wie die der Oogonkerne, also 16. Es läßt sich mit aller Bestimmtheit behaupten, daß sie kleiner ist, als die des Zygotenkerns; Wager (1896) und Berlese (1898) hatten angegeben, daß sie gleich sei.

Fassen wir die Ergebnisse meiner Untersuchungen an A. candida kurz zusammen, so ergibt sich folgendes: Während der Entwicklung des Oogoniums und des Antheridiums erfährt jeder Kern nur eine Teilung, die den Eindruck einer typischen Karyokinese macht. Von den aus dieser Teilung hervorgegangenen Gametenkernen treten zwei zu einer lang andauernden Paarung zusammen. Für den aus ihrer Verschmelzung hervorgegangenen Kern konnte mit Bestimmtheit nachgewiesen werden, daß seine Chromosomenzahl weit höher ist als die der Oogonkerne, also vermutlich doppelt so groß. Die Kerne von älteren Oosporen zeigen indessen wieder die gleiche Chromosomenzahl wie die Oogonkerne.

Untersuchung von Peronospora Ficariae.

Die Sexualorgane von P. Ficariae fanden sich bei dem von mir untersuchten Material hauptsächlich im Schwammparenchym der Blätter von Ranunculus repens. Sie hatten sich den Zellen dieses unregelmäßigen Gewebes angeschmiegt und dadurch die mannigfachsten Formen angenommen, die der Untersuchung Schwierigkeiten bereiteten. Auf der andern Seite brachten die geringere Anzahl und die verhältnismäßige Größe der Kerne dem cytologischen Studium Vorteile.

Im allgemeinen gleichen die Entwicklungsvorgänge von P. Ficariae denen von A. candida, sind jedoch im einzelnen etwas einfacher.

Auch bei P. Ficariae haben wir als jüngsten Zustand der Oogonbildung eine Erweiterung eines vegetativen Hyphenendes, in das mit dem Plasma eine kleine Anzahl von Kernen fließt (Fig. 19). Das Oogon wird wie das ähnlich entstandene Antheridium durch eine Zellwand vom Mycel abgeschlossen. Gleichzeitig mit dem Einströmen der Kerne erfolgt eine Auflockerung der chromatischen Substanz, die in den vegetativen Kernen mit dem Nucleolus zu einem dichten Haufen verbacken erscheint. Die Form der Kerne ist kugelig, Membran und Nucleolus sind stets gut sichtbar. Ein Zentrosom ist wahrscheinlich vorhanden, läßt sich jedoch von den Chromosomen nicht unterscheiden. Diese sind kleine dunkle Körper, über deren wirkliche Gestalt sich nichts Bestimmtes sagen läßt; vom Nucleolus heben sie sich wegen der geringeren Größe gut ab. Die Zahl der Chromosomen beträgt 16 (Fig. 20).

Als erstes Anzeichen der beginnenden Eibildung ist ein allmähliches Wandern der bisher regellos im Oogon angeordneten Kerne nach der Wand hin zu deuten. Zu gleicher Zeit treten in der Mitte große Vakuolen auf, dagegen wird das Plasma mit den eingebetteten Kernen immer dichter (Fig. 21). Eine Plasmaanhäufung in der Mitte, wie bei A. candida, ist nicht zu bemerken. Wahrscheinlich kann man das in Fig. 21b im Innenplasma befindliche Plasmaklümpchen als Zentralplasma deuten, das hier noch weniger als das von Wager (1900) für P. parasitica beschriebene entwickelt zu sein scheint. Im Unterschied zu Albugo candida würde es demnach schon vor der Kernteilung auftreten. Mit Sicherheit ließ sich nicht feststellen, ob ein oder mehrere Kerne beim Verlassen des Ooplasmas zurückbleiben. Infolge der unregelmäßigen Gestalt der Organe ist immer die Möglichkeit vorhanden, daß im Periplasma liegende Kerne im Schnittbilde eine zentrale Lage einnehmen. Wenige Beobachtungen, wie z. B. Fig. 21b, sprechen für die Annahme, daß nur ein Kern im Eiplasma bleibt.

Sobald sich die Kerne im wandständigen Plasma befinden, beginnt ein starkes Anwachsen der chromatischen Substanz (Fig. 22). Jeder von ihnen ist mit großen, gut färbbaren Chromosomen erfüllt, die jetzt keinen Unterschied mehr vom Nucleolus in der Größe zeigen. Grade in diesem Zustande, den ich für die Vorbereitung zur Teilung halte, läßt sich die Chromosomenzahl gut feststellen.

Im Antheridium hat inzwischen die Kernteilung längst eingesetzt, wie aus den Figuren 21 und 22 hervorgeht. So sehen wir in Fig. 22 bereits das Auseinanderweichen der Tochterchromosomen bei einigen Spindeln, während die Oogonkerne erst in der Prophase sind. Die Teilung der Antheridienkerne ist dementsprechend viel früher beendet als die der Oogonkerne (Fig. 24). Eine nochmalige Teilung findet nicht statt.

Ist mittlerweile im Oogon der Unterschied zwischen dem großvakuoligen, feinfädigen Innenplasma und dem dichten Plasmasaum, der bis zur Oogonwand reicht, recht scharf geworden, so hat die Teilung aller Kerne eingesetzt (Fig. 23). Ein Bild zu erhalten, das in einwandsfreier Weise die Teilung des Ooplasmakerns zeigt, ist mir nicht gelungen. Bei mehrmaliger Durchsicht aller Schnitte, die zu einem Oogon gehören, wurden jedoch nur Kerne in Teilung gefunden, sodaß ich eine Teilung des im Eiplasma gebliebenen Kerns annehme. Ein anderer Grund hierfür ist der, daß der Eikern das gleiche Aussehen hat, wie die im Periplasma liegenden Kerne nach der

Teilung (Fig. 25). Man vergleiche dagegen den zentralen Kern in Fig. 21b mit dem Eikern in Fig.25.

Die Kernteilungsbilder im Antheridium und im Oogon sind übereinstimmend und der Größe der Kerne entsprechend recht deutlich, so daß kein Zweifel über ihre typische Natur entstehen kann. Die als Prophase gedeuteten Veränderungen im Kernchromatin sind oben erwähnt. Die Spindel hat wie bei A. candida an beiden Polen deutliche, färbbare Zentrosomen, doch konnten Strahlungen auch hier nicht beobachtet werden, sondern nur die von ihnen ausgehenden Spindelfäden, die zur Äquatorialplatte laufen. Die ganze Spindel ist intranuclear. Der Nucleolus liegt innerhalb der Membran und ist auch noch in späteren Teilungsstadien gut sichtbar. Er scheint sich also an der Bildung der Tochterkerne nicht zu beteiligen. Das Auseinanderrücken der Chromosomen, die jetzt viel kleiner als vorher erscheinen, ist in allen Stadien bis zur Bildung der neuen Kerne ganz gut zu verfolgen. In günstigen Fällen konnte die Zahl der Tochterchromosomen beim Hinwandern zu den Polen festgestellt werden. Sie betrug auf jeder Seite sechzehn. Während der Anaphase ist die Kernmembran noch erhalten, auch konnte ich die Zentralspindelfasern beobachten. Die neugebildeten Tochterkerne sind etwas kleiner, ihre Chromosomen sind winzig und nicht mehr zählbar, ein Nucleolus kann nicht unterschieden werden.

Fig. 25 zeigt ein Oogonium nach der Kernteilung, das zur Befruchtung reif ist: in der Mitte liegt an einem zentralen Plasmahäufchen der Eikern, umgeben von dem Eiplasma. Es hebt sich scharf von dem Randplasma ab, worin sich zahlreiche Kerne befinden. In Fig. 24 sehen wir ein Antheridium nach der Teilung, das ebenfalls von einer größeren Menge von Kernen erfüllt ist. Wie bei den andern Peronosporeen geht bei P. Ficariae vom Antheridium bis dicht an den Eikern ein Befruchtungsschlauch, durch den wahrscheinlich nur ein Spermakern ins Oogon wandert, denn ich konnte mehr Kerne als die beiden gepaarten Gametenkerne im Ooplasma niemals beobachten. Über den ferneren Entwicklungsgang ist das gleiche wie bei A. candida zu sagen: Die gepaarten Kerne nehmen etwas an Größe und chromatischer Substanz zu und verschmelzen nach längerer Zeit (Fig. 26). Sobald der männliche Kern ins Oogon eingedrungen ist, entsteht zwischen Außen- und Innenplasma eine zarte Haut, die allmählich an Stärke zunimmt. Ihre endgültige Ausbildung zur Oosporenmembran erfolgt während der wiederholten Teilungen des Oosporenkerns.

Das Ergebnis der vorstehenden Untersuchungen über die Entwickelung der Sexualorgane von Peronospora Ficariae sei kurz zusammengefaßt:

Während der Oogon- und Antheridienentwickelung tritt nur eine einzige Kernteilung auf. Je ein Oogon- und Antheridienkern paaren sich und verschmelzen nach einiger Zeit miteinander. Der Zygotenkern wird später durch wiederholte simultane Zweiteilung zerlegt.

Aus der Beschreibung der untersuchten Peronosporeen ergibt sich, daß eine Übereinstimmung in den Hauptpunkten der Entwickelung vorhanden ist. Es bedarf daher keiner Rechtfertigung, wenn die Ergebnisse der Untersuchung der einen Art zur Ergänzung der der andern herbeigezogen werden.

Wir haben für A. candida und P. Ficariae nur eine Kernteilung im Verlauf der Oogonium- und Antheridiumbildung gefunden. Man wird nicht fehlgehen, wenn man sie für eine typische Teilung hält. Die Kerne die aus dieser Teilung hervorgehen, haben 16 Chromosomen. Ihr Verschmel-

zungsprodukt, der Zygotenkern müßte also 32 haben. Daß er mehr als 16 besitzt, konnte festgestellt werden, die genaue Zahl dagegen war nicht zu ermitteln. Da nun alle Kerne älterer Oosporen wieder einfache Chromosomenzahl haben, so muß durch die beiden ersten Teilungen des primären Oosporenkerns die Reduktion erfolgt sein.

Die Entwicklungsgeschichte von Albugo candida ist demnach folgende: Eine Zoospore mit einfacher Chromosomenzahl, die von einer Konidie oder keimenden Oospore herrühren mag, infiziert eine Crucifere und bildet im Gewebe der Wirtspflanze ein Mycel, das durch Teilungen des Zoosporenkernes vielkernig wird. Es breitet sich in der Wirtspflanze aus und bildet durch Abschnürung von mehrkernigen Hyphenenden Konidien. Am selben Mycel entstehen auf die früher beschriebene Weise im Gewebe der Wirtspflanze die Sexualorgane. Vom Antheridium aus dringt durch einen Befruchtungsschlauch ein Kern in das Ei und paart sich mit dem weiblichen Kern, worauf dann nach längerer Zeit beide zum primären Oosporenkern verschmelzen. Mit Sicherheit kann angenommen werden, daß er die doppelte Chromosomenzahl hat. Schon in der nächsten Teilung tritt wieder die Reduktion auf die Normalzahl ein. Die vier ersten Oosporenkerne teilen sich jeder drei Mal weiter, sodaß die fertige Oospore 32 Kerne hat. In diesem Zustand überwintert sie. Wenn im Frühjahr die Wirtspflanze verrottet ist, gelangt die Oospore zur Keimung, wobei sich aus jedem Oosporenkern eine nicht bekannte Anzahl von Zoosporen bildet.

Allgemeines.

Wie verhalten sich die Ergebnisse meiner Untersuchungen zu denen früherer Bearbeiter der Peronosporeen?

Zuerst gehe ich auf die Abhandlungen kurz ein, welche die von mir bearbeiteten Arten oder andere nach demselben Typus sich entwickelnde Peronosporeen zum Gegenstand haben.

Am besten stimmen meine Untersuchungen von A. candida mit denen von Wager (1896) und Davis (1900) überein. Beide stellen nur eine Kernteilung im Verlauf der Oogonentwickelung fest, die Wager ihrem Aussehen nach als typische bezeichnet. Davis betont ausdrücklich (Seite 304): „There is no proof that this mitosis is a reducing division.“ Unsere Schilderungen des Teilungsvorganges stimmen daher gut überein, doch wurden von beiden die von mir erwähnten Prophasen und die Zentrosomen bei der Spindelbildung nicht gesehen. In betreff des Coenozentrums (Stevens 1900) nehmen sie mit mir an, es sei nur eine Anhäufung von dichtem Plasma. Von darin befindlichen Einschlüssen irgendwelcher Art berichten auch sie nichts. Nur über die Art und Weise, wie der Eikern gebildet wird, sind Wager und Davis anderer Meinung als ich. Sie schreiben, daß nach der Teilung aller peripheren Kerne einer von ihnen in das kernfreie Ooplasma einwandert und nahe dem Zentrum sich lagert. Spindeln, die im Eiplasma zurückbleiben und dort die Teilung durchmachen, werden von beiden nicht erwähnt. Von Wager allein wurde die Entwickelung nach der Befruchtung weiter verfolgt. Es ist schon darauf hingewiesen worden, daß er und auch Berlese (1898) angeben, der primäre Oosporenkern teile sich fünf mal in typischer Weise, jede Spindel habe jedoch die doppelte Chromosomenzahl in der Äquatorialplatte wie die Mitose in den Sexualorganen. Demnach seien alle 32 Oosporenkerne diploidisch; die Re-

duktion nimmt Wager erst dann an, wenn aus jedem Oosporenkern, wie er glaubt, vier Zoosporen hervorgehen. Berlese will diese Reduktion bei der Zoosporenbildung sogar gefunden haben, gibt uns aber weder Belege durch Abbildungen, noch eine Beschreibung dieses Vorganges. Zur Zeit fehlt jedenfalls irgendwelche Grundlage für diese Ansicht, sodaß sich eine Erörterung erübrigt; abgesehen davon, daß die Angaben den von mir beobachteten Tatsachen widersprechen.

Stevens (1901) ist, wie schon oben erwähnt wurde, der einzige Forscher, der bei A. candida zwei Kernteilungen im Laufe der Sexualorganbildung beobachtet hat. Die erste vollzieht sich im Einklang mit den Angaben der genannten Autoren und mit meinen eigenen bei der Abgrenzung von Oo- und Periplasma gegeneinander. Von der zweiten Teilung der Oogonkerne entwirft er in seiner vorläufigen Mitteilung (1901, S. 174) folgende Schilderung: „Nur diejenigen Kerne, welche innerhalb der zentralen Plasmaregion liegen, teilen sich ein zweites Mal. Diejenigen Kerne, welche außen im Protoplasma liegen, teilen sich nicht, ein Unterschied, welcher bei allen Arten von Albugo vorhanden ist.“ „Es ist ganz typisch zu sehen, wie zwei, drei oder mehrere Kernspindeln mit ihrem spitzen Ende im Coenozentrum eingebettet liegen.“ Bilder, die diesen Angaben Stevens entsprechen, sind auch von mir erhalten worden. Sie erwecken in der Tat den Eindruck einer zweiten Teilung der zentralen Kerne, da nur im Ooplasma Spindeln vorkommen, die Außenkerne dagegen in Ruhe sind. In Wirklichkeit haben jedoch die Innenkerne die erste Teilung noch gar nicht vollendet, wie die Untersuchung ergab. Die Kernteilungsschritte im Oogon sind im allgemeinen nicht gleichmäßig, was auch aus Fig. 3 und 4 gut hervorgeht, zumal die Kerne im Ooplasma bleiben etwas in der Teilung zurück. Wenn die Außenkerne am Ende der Teilung angelangt sind und zur Bildung der Tochterkerne übergehen, wird infolgedessen der Unterschied besonders auffallend, weil dann nur die Kerne am Zentralplasma noch Teilungsvorgänge zeigen. Solche Bilder hat Stevens fälschlich als zweite Teilung der Innenkerne gedeutet.

Im übrigen scheinen mir von Stevens für seine Figuren 16 und 17, welche die „zweite“ Teilung der Oogonkerne wiedergeben, Präparate benutzt zu sein, die durch ungenügende Fixierung oder Färbung gelitten hatten, worauf das Aussehen der Bilder von Kernen, Spindeln und Zentralplasma im Gegensatz zu seinen anderen Zeichnungen und meinen Beobachtungen hinweisen. Vielleicht ist hierdurch der Eindruck einer neuen Kernteilung hervorgerufen worden.

Wie aus dem Gesagten zu ersehen ist, nehmen wir beide an, daß der spätere Eikern einer von denjenigen Kernen ist, die durch am Zentralpaslma zurückbleibende Spindeln gebildet werden. Das Eiplasma ist nach unsern gemeinsamen Beobachtungen daher niemals ganz kernfrei. Noch ist zu erwähnen, daß auch Stevens ein Zentrosom bei A. candida nirgends gefunden hat. Für das Zentralplasma, dem er den mir entbehrlich scheinenden Namen „Coenozentrum“ (1899) gegeben hat, glaubt er Beweise einer Funktion beobachtet zu haben. Ich kann weder diese Angaben, noch seine Mitteilungen über Eischlüsse und Körnchen, die hinein wandern sollen, bestätigen.

In betreff meiner Untersuchungsergebnisse von P. Ficariae wurde schon auf die wesentliche Übereinstimmung mit den bearbeiteten Peronosporaceae hingewiesen. Es ist unwichtig, wenn Wager (1900) für P. parasitica eine gleichzeitige Teilung der Kerne in den Sexualorganen

angibt, meine Beobachtungen (Fig. 21 und 22) jedoch eine frühere Teilung der Antheridienkerne zeigen. Über eine weitere, nicht sehr wesentliche Frage führen die Beobachtungen zu verschiedenen Antworten: Wie gelangt der spätere Eikern ins Ooplasma? Wager (1900) und Ruhland (1903) bei P. Alsinearum geben an, einer der Tochterkerne wandere nach vollzogener Teilung ins Eiplasma hinein, wohingegen Stevens (1902) für Sclerospora graminicola und ich für P. Ficariae einen Oogonkorn im Ooplasma zurückbleiben lassen, der sich dort teilt und dessen einer Abkömmling den Eikern bildet. Es ist wohl denkbar, daß beide Fälle bei den Peronosporaceen vorkommen, daß bald die eine, bald die andere Möglichkeit verwirklicht ist, vielleicht sogar bei derselben Spezies.

Wie sich alle Arbeiten über die von mir untersuchten Peronosporeen und die Pilze, die ihnen nächst verwandt sind, im wesentlichen mit meinen Ergebnissen in Einklang bringen lassen, so vermag ich auch in Arbeiten über entfernter stehende Formen keinen Widerspruch zu entdecken. Sollte sich, was nicht ausgeschlossen ist, bei Neubearbeitungen das Vorhandensein von zwei Kernteilungen in den Fortpflanzungsorganen bestätigen, so würden uns die Verhältnisse bei A. Bliti einen Fingerzeig geben können, wie sie aufzufassen wären. Wir haben bei dieser Art nach Stevens (1900) im Ooplasma eine große Anzahl von weiblichen Gametenkernen, die mit einer gleichen Zahl von Kernen aus dem Antheridium copulieren. Eine zweite Teilung hätte bei A. Bliti den Zweck, die Zahl der Gameten zu verdoppeln. Im Laufe der Entwickelung zum einkernigen Ei, wie wir es bei A. candida haben, wäre dann, so könnte man annehmen, eine Teilung als nicht mehr notwendig unterdrückt worden. Wie Davis (1903) erkenne ich auch darin keinen Beweis für das Auftreten der Reduktionsteilung im Oogon, wenn dort Rosenberg (1903) bei Plasmopara alpina synapsisähnliche Kernbilder bemerkt hat. Bei Plasmopara densa sind sie jedenfalls nicht zu finden gewesen, wie Ruhland (1903) betont, der seine Präparate besonders auf diesen Punkt hin durchsah.

Ich komme daher zu dem Schluß, daß bei allen Peronosporineae die Entwickelung in dieser Beziehung gleichartig verläuft. Eine Reduktion im Oogonium und Antheridium ist nicht vorhanden. Die während der Sexualorganbildung auftretende Teilung ist stets eine normale Karyokinese. Die Gametenkerne, die daraus hervorgehen, besitzen die gleiche Chromosomenzahl wie die vegetativen Kerne. Demnach hat der aus ihrer Verschmelzung entstandene primäre Oosporenkern die doppelte Chromosomenzahl. Da bereits die nächsten Teilungen zur Reduktion führen, ist jener der einzige diploide Kern im Entwickelungskreis. Die Reduktionsteilungen können bei einigen Peronosporeen (A. candida) nach einer kürzeren Ruhepause in der Oospore stattfinden oder bei einkernig überwinternden Formen (P. parasitica) erst im Frühjahr kurz vor der Zoosporenbildung.

Ich glaube, daß Claussen's Vermutungen (1908) eines gleichen Entwickelungsganges für Saprolegnia monoica durch meine Untersuchungen eine neue Stütze erhalten, sodaß die beiden nahestehenden Familien der Peronosporineae und Saprolegniaceae auch in diesem wichtigen Punkt übereinstimmen. Claussen weist auf andere Fälle hin, in denen höchstwahrscheinlich die Reduktion sofort nach der Befruchtung stattfindet: Auf die grünen Algen mit Einschluß der Characeae. Damals war eine Reduktion bei den grünen Algen nur durch Allen (1905) bei der Zygotenkeimung von Coleochaete einigermaßen sicher-

gestellt. Inzwischen hat sie Karsten (1908) bei der Keimung von Spirogyra jugalis Ktzg. ebenfalls nachweisen können.

In der Einleitung sind die auffallenden Ähnlichkeiten im Kernverhalten der Peronosporineae einerseits und der Ascomyceten und Uredineen andererseits erwähnt worden. Besonders wurde auf die Verzögerung der Verschmelzung der Sexualkerne hingewiesen. Die Frage möge hier etwas näher besprochen werden.

Schildern wir deshalb zuerst den Entwicklungsgang eines typischen Ascomyceten, wie ihn die neueste Forschung annimmt. Am besten bekannt ist er bei Pyronema confluens, die durch Harper (1900) und Claussen (1907) untersucht ist. Am Mycel entstehen paarweise nebeneinander vielkernige Ascogonien und Antheridien, deren Kerne in die zugehörigen weiblichen Organe wandern. Nachdem hier eine Paarung (Claussen 1907), aber keine Verschmelzung je zweier Gametenkerne stattgefunden hat, bildet das Ascogon eine größere Anzahl ascogener Hyphen, in die gepaarte Gametenkerne einwandern. Sie können darin sogar konjugierte Teilungen eingehen. Am Ende einer ascogenen Hyphe verschmelzen die Abkömmlinge je eines männlichen und eines weiblichen Gametenkerns zu einem Kern, dem primären Ascuskern. Dieser Zygotenkern allein ist diploidisch, wie Claussen nachweisen konnte. Durch die beiden folgenden Teilungen wird wieder die Reduktion auf die normale Chromosomenzahl herbeigeführt. Die so entstandenen ersten vier Ascuskerne teilen sich nochmals und bilden dann um sich die bekannten acht Ascosporen.

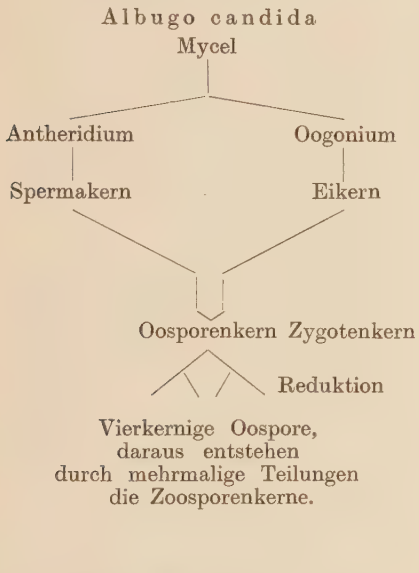
Der Entwickelungskreis von Pyronema ist also mit einem echten Generationswechsel verbunden: Wir erkennen einen Gametophyten mit einfacher Chromosomenzahl: Aus einer Spore entsteht ein Mycel, das Sexualorgane entwickelt. Zwischen Gametenkernkopulation beim Befruchtungsvorgang und Reduktionsteilung im Ascus ist die Sporophytgeneration eingeschaltet. Da sich bei Pyronema nach der Befruchtung alle kopulierten Gametenkerne weiter entwickeln und Ascusanlagen bilden, entstehen demnach an einem Gametophyten eine große Anzahl von Sporophyten. Ähnliches tritt bekanntlich ein, wenn sich von den in der Vielzahl angelegten Eizellen, die eine Moospflanze bilden, ausnahmsweise mehrere weiter entwickeln und Sporogone hervorbringen. Jeder Sporophyt von Pyronema zeichnet sich dadurch aus, daß nicht, wie bei den Cormophyten, nach dem Sexualakt die väterlichen und mütterlichen Chromosomen innerhalb einer Kernmembran liegen, sondern jeder elterliche Anteil bleibt ein selbständiger Kern, der mit dem andern gepaart ist. Durch gleichzeitige Teilung der beiden gepaarten Gameten wird bewirkt, daß die Tochterpaare aus je einem Abkömmling des männlichen und weiblichen Gameten bestehen. Bei Pyronema geschieht die Verschmelzung der konjugierten Kerne erst im primären Ascuskern, dessen nächste Teilungsschritte sofort die einfache Chromosomenzahl herstellen. Es tritt also die Verschmelzung ein, unmittelbar bevor der Sporophyt zur Reduktion und der damit verbundenen Sporenbildung schreitet.

Vergleichen wir diesen Gang mit dem einer Peronosporee, wie ich ihn auf Grund meiner Untersuchungen annehme, so haben wir genau wie vorher einen Gametophyten, der etwa von einer Zoospore herrührt. Sie hat Mycel gebildet, und an ihm sind Sexualorgane entstanden. Ebenso ist bei den Peronosporeen ein Sporophyt nachweisbar, der mit der Befruchtung beginnt. Auch bei ihm vollzieht sich wie bei den Ascomyceten keine sofortige Ver-

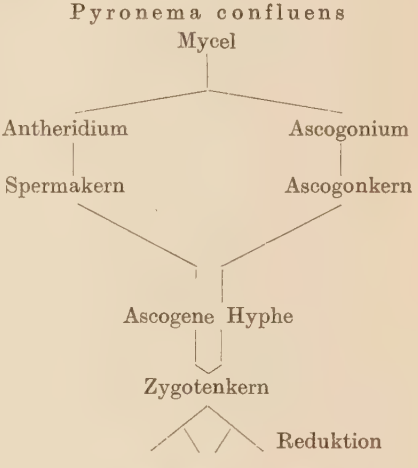
schmelzung der elterlichen Kerne, sondern diese tritt, wie dort, erst in dem Augenblick ein, wo der Sporophyt zur Reduktion und der damit verbundenen Sporenbildung schreitet. Daß bis zur endgültigen Vereinigung der Kerne längere Zeit vergeht, ist aus meinen vorhergehenden Ausführungen bekannt; bei einigen Peronosporeen (P. parasitica) liegen sogar Monate zwischen dem Zusammenkommen der Kerne im Sexualakt und der Kernverschmelzung.

Ein Unterschied zwischen den beiden Sporophyten ist darin zu finden, daß bei den Peronosporeen keine konjugierten Teilungen der gepaarten Gametenkerne vorkommen, sondern die Verschmelzung an gleichem Ort wie die Befruchtung vor sich geht.

Aus diesem Vergleich ergibt sich, daß die Entwickelung einer Peronosporee und eines Ascomyceten im wesentlichen übereinstimmen. Als Beispiele seien die homologen Entwickelungsstufen von A. candida und P. confluens nebeneinander gestellt.



Vierkernige Oospore, daraus entstehen durch mehrmalige Teilungen die Zoosporenkerne.



Vierkerniger Ascus, daraus entstehen durch einmalige Teilung die 8 Ascussporenkerne.

Ebenso ist für die Uredineen durch Blackman's (1905) und Christman's (1905) Arbeiten die Ansicht bestätigt, daß ihr Entwickelungslauf mit einem echten Generationswechsel verbunden ist. Er spielt sich in kurzen Zügen folgendermaßen ab. Aus der keimenden Sporidie bildet sich ein Mycel, das aus einkernigen Zellen besteht. Bei der Aecidienentwickelung vollzieht sich eine paarweise Vereinigung zweier benachbarter Zellkerne, die wir als einen dem Befruchtungsakt der Peronosporeen und Ascomyceten homologen Prozeß auffassen müssen. Die Vereinigung ist auch hier nur eine Paarung der Kerne. Durch konjugierte Teilungen wird bewirkt, daß in allen neu entstehenden Zellen je zwei Abkömmlinge dieser ursprünglichen Kerne sich vorfinden. Die wirkliche Verschmelzung ist nach vielen Kerngenerationen in der reifen Teleutospore entdeckt worden. Sie findet erst dann statt, sobald bei der Promycel- und Sporidienbildung, wie mit Sicherheit anzunehmen ist, die Reduktionsteilungen stattfinden. Im Einzelnen kann der Entwickelungsgang zwischen der Paarung und endgültigen Verschmelzung der Kerne recht verwickelt sein.

Nur bei einigen Uredineen z. B. Endophyllum sempervivi liegen eine kleine Zahl von konjugierten Teilungen zwischen Paarung und Verschmelzung, wie es in ähnlicher Weise bei den Ascomyceten beobachtet ist. Der Sporophyt ist hier klein, der Gametophyt tritt in den Vordergrund. Bei vielen, wohl der Mehrzahl der Uredineen, überwiegt jedoch der Sporophyt. Durch Ausbildung von neuen Sporenformen (Uredosporen) und einen häufig damit verbundenen Wechsel der Wirtspflanze wird seine Gestalt recht mannigfaltig.

Aus diesem Überblick folgt, daß die haploide Generation der Uredineen, ähnlich wie bei den Peronosporeen und Ascomyceten, ein aus der Sporidie entstandenes Mycel ist, aus welchem den Sexualorganen der genannten Pilze homologe Gebilde hervorgehen. Der Sporophyt ist, wie früher durch das Vorhandensein von Doppelkernen gekennzeichnet, deren Ursprung die in der Aecidie kopulierten Kerne sind. Die Verschmelzung geschieht auch bei den Uredineen erst unmittelbar vor der Reduktion und Sporidienbildung. Er weicht durch folgende unwesentliche Punkte von den beiden besprochenen diploiden Generationen der Peronosporineae und Ascomyceten ab: zwischen Vereinigung und Verschmelzung der Kerne liegen in der Regel eine Reihe von konjugierten Teilungen, deren Zahl nicht mehr angegeben werden kann. Die Verschmelzung der Sexualkerne vollzieht sich daher in diesen Fällen abweichend von der der Peronosporaceae und übereinstimmend mit der der Ascomyceten an einem ganz andern Ort als der ursprüngliche Kopulationsakt.

Es liegt nahe, die Basidiomyceten mit in diesen Vergleich einzubeziehen. Wir wissen z. B. seit Maire (1902), daß viele Zellen eines Hymenomycetenfruchtkörpers zweikernig sind und daß sich die Kerne durch konjugierte Teilungen vermehren. Eine Verschmelzung der gepaarten Kerne geht in der Basidie vor sich, und gleich darauf entstehen durch zwei kurz aufeinander folgende Teilungen die vier Basidiosporenkerne. Alles deutet darauf hin, daß wir einen Sporophyten vor uns haben, der mit der Bildung von Sporen abschließt. Aber von dem aus der Spore hervorgehenden Gametophyten und vor allem von einem Vereinigungsprozeß der Kerne wissen wir nichts. Aus diesem Grunde sind wir vorläufig nicht imstande, über den Generationswechsel der Basidiomyceten näheres zu sagen.

Eine Zusammenfassung unserer vergleichenden Betrachtung wird die Homologien der Oomyceten (Saprolegnien und Peronosporeen), Ascomyceten, Uredineen und Basidiomyceten deutlicher herausheben und zugleich die Entwickelungsreihe stärker hervortreten lassen.

Für alle vier Pilzreihen finden wir einen im wesentlichen gleichen Entwickelungsgang. Es läßt sich bei jeder Gruppe (Basidiomyceten?) ein regelmäßiger Wechsel einer Generation mit einfacher Chromosomenzahl mit einer solchen mit doppelter Zahl feststellen. Die erste, der Gametophyt, entwickelt übereinstimmend die Sexualorgane oder deren Homologe. Der Sporophyt beginnt stets mit dem Vereinigungs-(Paarungs-)Prozeß zweier Geschlechtskerne und endigt, sobald die Reduktion erfolgt. Demnach sind die Homologien unschwer aufzufinden, besonders tritt die entwicklungsgeschichtliche Gleichwertigkeit der aus der Reduktion hervorgehenden Kerne bei allen Gruppen klar zu Tage. Die Zoosporen, Ascosporen, Sporidien und Basidiosporen sind jedesmal im Entwickelungskreislauf der betreffenden Pilze die ersten ungeschlechtlichen Fortpflanzungszellen, die nach Ablauf der Sporophytgeneration normale Chromosomenzahl haben.

Eine vergleichende Betrachtung zeigt zugleich ein immer stärkeres Hervortreten der Sporophytgeneration. Bei den Oomyceten ist sie versteckt, kann jedoch durch Vergleich mit den Ascomyceten bestimmt erkannt werden. Sie bleibt jedoch vollkommen in Verbindung mit dem Gametophyten, der infolgedessen fast den ganzen Entwickelungslauf ausfüllt. Höchstens die lang andauernde Paarung der Gameten bei den Oomyceten deutet bis zu einem gewissen Grade auf eine Selbständigkeit des Sporophyten hin.

Schon deutlicher ausgeprägt ist der Ascomycetensporophyt, in dem wir mehrere Kernpaargenerationen verfolgen können. Doch bleibt auch er in voller Abhängigkeit vom Gametophyten, der den Hauptteil im Entwickelungsgang ausmacht.

Bei den Uredineen fanden wir Arten, deren Sporophyt ähnlich dem der Ascomyceten nur aus einer kleinen Zahl von Kernpaargenerationen besteht und demgemäß im Verhältnis zum Gametophyten stark in den Hintergrund tritt.

Doch bei einer großen Zahl von Uredineen ist der Sporophyt so mächtig angewachsen, daß er den größeren Teil des Lebenslaufes einnimmt. In vielen Fällen ist er gänzlich unabhängig geworden und lebt zum größten Teil als selbständige Generation auf einer andern Wirtspflanze, die oft durch Ausbildung einer neuen Sporenform (Uredosporen) für eine weitere Ausbreitung des diploidischen Mycels sorgt.

Als wichtiges gemeinsames Kennzeichen der Sporophytgeneration haben wir jedesmal gepaarte Kerne gefunden. Die endgültige Verschmelzung der Kernpaare geschieht stets unmittelbar vor der Reduktion.

Eine ähnliche Reihe, in der gleichzeitig mit der Zunahme eine reichere Ausgestaltung und größere Unabhängigkeit des Sporophyten erfolgt, bilden, wie seit Hofmeister (1851) bekannt ist, die Cormophyten. Doch hier geht mit dem Wachsen der ungeschlechtlichen Generation ein Rückgang der geschlechtlichen einher. Eine Reduktion des Gametophyten läßt sich in der Pilzreihe schwerlich konstatieren.

Zusammenfassung.

Im Laufe der Sexualorganentwickelung von Albugo candida und Peronospora Ficariae ließ sich für sämtliche Kerne nur eine Teilung feststellen, die in ihrem Aussehen nicht von dem einer typischen Karyokinese abweicht.

Demnach ist anzunehmen, daß die aus dieser Teilung hervorgegangenen beiden männlichen und weiblichen Gametenkerne die gleiche Chromosomenzahl wie die vegetativen Mycelkerne haben.

Die beiden Gametenkerne treten zu einer längeren Paarung zusammen, um endlich zum primären Oosporenkern zu verschmelzen.

Dieser Zygotenkern unterscheidet sich von allen Kernen durch seinen großen Chromatinreichtum. Erst nach einiger Zeit, nachdem in seiner Struktur Veränderungen vor sich gegangen sind, schreitet er zur Teilung. Die Kernspindel weicht in ihrem Aussehen von den Kernteilungsbildern im Oogon

und Antheridium wesentlich ab: die Spindel ist viel länger gestreckt, die Anordnung des Chromatins in der Äquatorialplatte ist lockerer. Vermutlich ist diese Teilung eine heterotypische. Die Tochterkerne des Zygotenkerns werden durch mehrmalige simultane Zweiteilung weiter zerlegt. Die Teilkerne besitzen wieder etwa 16 Chromosomen, während sich im Zygotenkern eine größere, wenn auch nicht genau angebbare Zahl vorfindet.

Literatur.

Allen, C. E., Die Keimung der Zygote bei Coleochaete. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. 23. 1905. p. 285—292.)

De Bary, A., Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze usw. Leipzig 1884.

Berlese, A. N., Über die Befruchtung und Entwicklung der Oosphäre bei den Peronosporeen. (Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. 31. 1898. p. 159—196.)

Blackman, V. H., On the fertilisation, alternation of generations and general cytology of the Uredineae. (Annals of Bot. 18. 1904. p. 323—373.)

Christman, A. H., Sexual reproduction in the rusts. (Botan. Gazette. 39. 1905. p. 267—274.)

—, The alternation of Generations and the morphology of the spore forms in the Rusts. (Botan. Gazette. 44. 1907. p. 81—101.)

Claussen, P., Zur Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten. Boudiera. (Bot. Zeitung. 63. 1905. p. 1—27.)

—, Über neuere Arbeiten zur Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten. (Ber. d. deutsch. Bot. Ges. 24. 1906. p. (11)—(38).)

—, Zur Kenntnis der Kernverhältnisse von Pyronema confluens. (Vorläufige Mitteilung.) (Ber. d. deutsch. bot. Ges. 25. 1907. p. 586—590.)

—, Über Eientwicklung und Befruchtung von Saprolegnia monoica. (Festschr. d. deutsch. Bot. Ges. 26. 1908. p. 144—161.)

Davis, B. M., The fertilization of Albugo candida. (Bot. Gazette. 29. 1900. p. 297—311.)

—, Referat über Rosenberg. (Bot. Gazette. 36. 1903. p. 154—155.)

Guilliermond, A., Remarques sur la Karyokinèse des Ascomycètes. (Annales Mycologici 3. 1905. p. 343—361.)

Häcker, V., Über das Schicksal der elterlichen und großelterlichen Kernanteile. (Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch. 37. N. F. 30. 1902. p. 297—400.)

Harper, R. A., Sexual reproduction in Pyronema confluens and the morphology of the ascocarp. (Annals of Bot. 14. 1900. p. 321—400.)

Hofmeister, W., Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen. Leipzig 1851.

Karsten, G., Die Entwicklung der Zygoten von Spirogyra jugalis Ktzg. (Flora. 99. 1908. p. 1—11.)

Lagerheim, G. von, Untersuchungen über die Monoblepharideen. (Bihang till K. Svenska Vet.-Akad. Handl. 25. 1900. Afd. 3. No. 8.)

Lotsy, J. P., Vorträge über botanische Stammesgeschichte. Bd. 1. Jena 1907.

Maire, R., Recherches cytologiques et taxonomiques sur les Basidiomycètes. (Annexe au Bull. de la Soc. Mycol. de France. 1902. Fasc. 4.)

Miyake, K., The fertilisation of Pythium de Baryanum. (Annals of Bot. 15. 1901 p. 653—667.)

Mücke, M., Zur Kenntnis der Eientwicklung und Befruchtung von Achlya polyandra de Bary. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. 26a. 1908. p. 367—378.)

Rosenberg, O., Über die Befruchtung von Plasmopara alpina (Johans.). (Bihang t. K. Svenska Vet.-Akad. Handl. 28. 1903. Afd. 3. No. 10. p. 1—20.)

Ruhland, W., Die Befruchtung von Albugo Lepigoni und einigen Peronosporeen. (Hedwigia. 41. 1902. p. 179.)

—, Studien über die Befruchtung der Albugo Lepigoni und einiger Peronosporeen. (Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. 39. 1904. p. 135—166.)

Schikorra, W., Über die Entwicklungsgeschichte von Monascus. (Zeitschr. f. Bot. 1. 1909. p. 379—410.)

Stevens, F. L., The compound oosphere of Albugo Bliti. (Bot. Gazette. 28. 1899. p. 149—176, 225—245.)
—, Die Gametogenese und Befruchtung bei Albugo. (Ber. d. deutsch. Bot. Ges. 19. 1901. p. 171—176.)
—, Gametogenesis and Fertilisation in Albugo. (Bot. Gazette. 32. 1901. p. 77—98, 157—169, 238—261.)
—, Studies in Phycomycetes. (Bot. Gazette. 34. 1902. p. 420—425.)
—, Oogenesis and Fertilisation in Albugo Ipomoeae-Panduranae. (Bot. Gazette. 38. 1904. p. 300—302.)
Trow, A. H., Observations on the biology and cytology of Pythium ultimum. (Annals of Bot. 15. 1901. p. 269—312.)
Wager, H., Observations on the structure of the nuclei of Peronospora parasitica. (Annals of Bot. 4. 1889. p. 124—146.)
—, On the structure and reproduction of Cystopus candidus Lev. (Annals of Bot. 10. 1896. p. 295—342.)
—, On the fertilisation of Peronospora parasitica. (Annals of Bot. 14. 1901. p. 263—279.)

Figurenerklärung.

Sämtliche Zeichnungen wurden mit Hilfe des Abbeschen Zeichenapparates nach Schnittpräparaten entworfen.

Die Fig. 1—18 beziehen sich auf Albugo candida, die Fig. 19—26 auf Peronospora Ficariae.

Die Präparate, nach denen die Fig. 1—16 und 18 gezeichnet sind, wurden mit Eisenhämatoxylin und Eosin-Nelkenöl gefärbt, die Präparate für die Fig. 19—26 nur mit Eisenhämatoxylin.

Präparat für Fig. 17 wurde mit Saffranin, Gentianaviolett, Orange-G gefärbt.

Als Fixierung dienten bei den Fig. 1—16 und 18 Juel'sche Flüssigkeit, bei den Fig. 17 und 19—26 Chromessigsäure.

Alle Zeichnungen haben die Vergrößerung 1 : 1090.

Zeiß Comp. Oc. 8, Homog. Immers. 2 mm Ap. 1,30.

Albugo candida.

Tafel 1.

Fig. 1. Querschnitt durch die Mitte eines jungen Oogons mit dazu gehörigem Antheridium. Die Kerne sind unregelmäßig im Oogonplasma verteilt.

Fig. 2, a, b, c. Schnitt durch die Mitte eines wenig älteren Oogons als Fig. 1. Anhäufung von dichtem Plasma in der Mitte. Die meisten Kerne in der Prophase.

Fig. 3, a, b. Im Oogon ist der Differenzierungsprozeß in Oo- und Periplasma beendet. Auftreten des Zentralplasmas. Alle Kerne sind in Teilung. Vom Antheridium, dessen Kerne sich zur Teilung vorbereiten, dringt der Befruchtungsschlauch ins Oogon vor (Fig. 3, a).

Fig. 4. Schnitt durch die Mitte eines wenig älteren Oogons als Fig. 3. Zwei Spindeln am Zentralplasma. Die Außenkerne sind weiter in der Teilung vorgeschritten, einige Kerne haben die Teilung bereits vollendet.

Fig. 5. Oogon nach der Kernteilung. Die meisten Kerne sind im Periplasma, nur einige liegen am Zentralplasma der Oosphäre.

Fig. 6, a, b. Kernteilung im Antheridium.

Fig. 7, a, b. Oogon und Antheridium kurz nach der Befruchtung. Das Ei ist durch eine Haut vom Außenplasma getrennt. Am Zentralplasma liegen die beiden Gametenkerne.

Fig. 8. Die beiden Gametenkerne im Zentralplasma gepaart.

Fig. 9. Beginn der Gametenkernverschmelzung. Die Oosporenhaut ist nicht gezeichnet.

Fig. 10, a, b. Einkernige Oospore. Das Zentralplasma noch schwach sichtbar.

Tafel 2.

Fig. 11, a, b. c. Einkernige Oospore. Das Zentralplasma fast ganz verschwunden.

Fig. 12 u. 13. Erste Kernteilung in der Oospore.

Fig. 14. Zweikernige Oospore.

Fig. 15. Teilungen der beiden Oosporenkerne. Exospor halb fertig.

Fig. 16. Vierkernige Oospore, ein Kern ist weggeschnitten. Das Exospor ist fertig ausgebildet.

Fig. 17. Ältere Oospore. Epispor vorhanden. In der Mitte der Spore lag ein Öltropfen.

Fig. 18, a, b. Querschnitt durch eine Konidie. Alle Kerne zeigen deutlich birnförmige Gestalt mit dem Zentrosom an der Spitze. c. Konidenkette.

Peronospora Ficariae.

Tafel 2.

Fig. 19. Junges Oogon.

Fig. 20. Junges Oogon und Antheridium quergeschnitten. Im Oogon sind die Kerne gleichmäßig verteilt.

Fig. 21 a. Im Oogon beginnt der Differenzierungsprozeß.

Fig. 21 b. Im Oogon hat der Differenzierungsprozeß eingesetzt. Die Kerne liegen im dichten Wandplasma bis auf einen, der nahe einem zentralen Plasmaklümpchen sich befindet. Die Antheridiumkerne sind bereits in Teilung.

Fig. 22. Die Oogonkerne bereiten sich zur Teilung vor. Im Antheridium ist die Kernteilung weiter vorgeschritten als in Fig. 21.

Fig. 23. Schnitt durch ein Oogon, dessen Kerne sich teilen. Die Scheidung von Außen- und Innenplasma ist deutlich.

Fig. 24. Tangentialer Schnitt durch dasselbe Oogon wie Fig. 23, zeigt das zugehörige Antheridium, in dem die Kernteilung bereits vollendet ist.

Fig. 25. Oogon nach der Teilung, zur Befruchtung reif. Am Zentralplasma liegt der Eikern.

Fig. 26. Junge Oospore kurz nach der Verschmelzung des männlichen und weiblichen Gameten.

Berlin NW. 7, Dorotheenstr. 5, den 15. Februar 1910.

Botanisches Institut der Universität.

Lebenslauf.

Am 2. Mai 1887 wurde ich, Fritz Karl August Krüger, zu Charlottenburg geboren als Sohn des Professors an der Herderschule Dr. Otto Krüger. Ich besuchte das Schiller-Realgymnasium in Charlottenburg, wo ich Michaelis 1905 die Abschlußprüfung bestand. Um mich dem Studium der Naturwissenschaften, insbesondere dem der Botanik zu widmen, ließ ich mich an der Kgl. Friedrich Wilhelms-Universität zu Berlin immatrikulieren. Während des Sommersemesters 1906 und des Wintersemesters 1906/07 studierte ich an der Universität Göttingen, die übrige Studienzeit verbrachte ich wieder in Berlin.

Die Promotionsprüfung bestand ich am 3. März 1910.

Ich besuchte die Vorlesungen und Übungen der Herren Professoren und Dozenten: Branca, Brauer, Claussen, Dessoir, Fleischer, Hartmann, Hilbert, van t'Hoff, Kny, Liebisch, W. Magnus, Marckwald, Nernst, Paulsen, Plate, Riecke, F. E. Schulze, Schur, Schwendener, Stremme, Stumpf, Wallach.

Fürstlich priv. Hofbuchdruckerei (F. Mitzlaff), Rudolstadt.